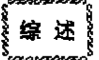
动 物 学 研 究 2002, Jun. 23 (3): 248~252 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research



啮齿动物胎仔数与生活史变量的关系

刘 赫，王德华[1]，王祖望
（中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理国家重点实验室，北京 100080）

摘要：胎仔数是影响哺乳动物繁殖率的基本参数，与动物的生活史变量密切相关。胎仔数及其相关的生活史变量，包括后代的质量、幼体的生存、母体的体重及母体的生存等，共同影响繁殖适合度。简述了胎仔数与生活史变量关系的研究方法及研究对象的选择，着重介绍了胎仔数与幼体和母体生活史变量的关系：胎仔数与后代的质量呈负相关，后代的质量又决定了幼体的生存；胎仔数与母体体重相关不显著，而且可能对母体的生存产生负面影响。有关胎仔数与其生活史变量的关系还有待于进一步的探索、更多先进技术手段与方法的交叉运用将补充和完善胎仔数研究的内容。

关键词：胎仔数；生活史变量；幼体；母体
中图分类号：Q959.837；Q958.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2002)03-0248-05

Litter Size and Related Life History Characteristics in Rodents

LIU He, WANG De-hua[1], WANG Zu-wang
(*Institute of Zoology, the Chinese Academy of Science, Beijing* 100080, *China*)

Abstract: Litter size is a key parameter in understanding mammalian reproductive patterns. The amount of surviving litter size, the offspring size and the state of their mothers determine the reproductive fitness together. There are tradeoffs between the litter size and offspring size. While the offspring survival depends on the offspring size. However, the relationship between the litter size and offspring survival can still not draw a constant conclusion. The maternal fitness also is symbolized by the survival of young, so the litter size directly correlate with the maternal variables including the body mass and metabolic rate. There is the negative effect on the maternal survival, but the relationship between the litter size and maternal survival is unclear. In short, the study of litter size needs further explore, while fortunately recent advances in molecular techniques and the other means provide options for those as well.

Key words: Litter size; Life history variable; Mother; Offspring

胎仔数是哺乳动物的重要繁殖参数。在种群生态学中，胎仔数与种群数量动态紧密相关；在生理生态学中，与胎仔数相关的数据是自然生活史理论中的重要内容之一。同时，与胎仔数相关的进化生态学理论也丰富了其他相关学科的研究。特别是胎仔数与后代质量、幼体生存、母体体重及能量代谢等生活史变量的关系，受到了生理生态和进化生物学工作者的广泛关注。国内有关这方面的研究较少，在文献的基础上，本文概述了胎仔数与生活史变量研究的进展。

1 研究方法及研究对象的选择

胎仔数与生活史变量的研究一般有两种方法。第一种方法是测定自然产生的胎仔数，第二种方法是测定人工调控的胎仔数。自然产生胎仔数的方法不能根据研究需要而随意得到胎仔数，进而限制了

收稿日期：2001-12-12；接受日期：2002-02-26
基金项目：国家自然科学基金资助项目（39970128）；中国科学院生物科学与生物技术研究特别支持项目（STZ-01-06）
1. 通讯联系人（Corresponding author），电话：010-62613511，E-mail：wangdh@panda.ioz.ac.cn

数据的收集(Sikes & Ylonen,1998)。人工调控胎仔数的方法可以避免上述缺陷,该方法最初是在鸟类研究中实现的,通过人为改变巢中的鸟卵数来控制窝卵数的大小,从而可根据实验需要调控窝卵数(Daan *et al*.,1996)。后来的研究证实,在一些哺乳动物分娩后,移走或添加一些幼仔也可调控胎仔数的大小(Mappes *et al*.,1995)。于是,人工调控胎仔数也开始应用在啮齿类中,特别是在自然环境条件下,调控胎仔数是研究啮齿动物胎仔数与生活史变量的最佳途径(Kogel, 1997; Humphries & Boutin, 2000)。通过人工调控可以探讨胎仔数与生活史变量的关系,并解释生活史进化的原因(Morris,1996)。然而,人工调控胎仔数的实验可能干扰母体胎盘激素的分泌,从而影响乳腺的活动,导致母体的能量消耗和幼体的生长发育与自然产生的胎仔数存在明显差异,以至对胎仔数与生活史变量关系的理解产生偏差(Sikes & Ylonen,1998)。目前具体的差异程度尚未研究清楚,在今后的研究中,比较自然产生胎仔数的母体与实验调控胎仔数的母体之间的繁殖差异也是值得重视的一个方面。

选择实验动物作为胎仔数研究的对象需慎重。实验动物生存于非自然的条件下,自然选择和进化的压力不同于野生动物,在营养吸收和能量需求等方面也存在差异,进而影响了研究者对生活史变量的准确理解(Jackson & Diamond,1995)。在“安逸”的实验室中,实验动物的繁殖选择表现得更加突出,胎仔数的增加是造成差异的主要因素。例如,广东省关川市野猪养殖场记录到华南亚种野猪(*Sus scrofa*)平均胎仔数比野外种群多1.84头(吴诗宝等,2000)。此外,野生动物的胎仔数通常呈正态分布(赵天飙等,2000),而实验动物胎仔数则很难达到正态分布,在一定程度上也影响了胎仔数与生活史变量关系的正确评估(Sikes,1998)。因此,在样本量充分及方法准确的情况下,应该尽量选择野生动物作为研究对象(Sikes & Ylonen,1998)。

2 胎仔数与幼体生活史变量

胎仔数是各生活史变量之间权衡选择的结果。胎仔数与后代的质量和幼体的生存有关,幼体生存的数量和质量决定了繁殖适合度。一般用幼体的体重或平均胎仔重来量度后代的质量。

2.1 胎仔数与后代的质量

胎仔数与后代质量的权衡是最优胎仔数模型(Lack's hypothesis)的中心问题。该模型是Lack(1947)在鸟类中首先提出来的,他指出自然选择趋向于产生数量更多的后代,同时选择后代的数量将与选择后代的质量相折衷,最优的后代质量决定了最优胎仔数;因此,最优胎仔数是后代质量与后代数量权衡选择的结果。通常哺乳动物的胎仔数与后代质量呈负相关,胎仔数大的幼体其胎仔重较小(Mappes *et al*.,1995;Sikes,1998)。这种负相关不仅反映了胎仔数与后代质量之间的权衡,而且也包含了幼体的生存率、母体之后的繁殖潜力和生存等其他生活史变量的作用(Sikes,1998)。物种不同胎仔数与后代质量的权衡也各异,洛基山黄鼠(*Spermophilus armatus*)胎仔数与断乳时的平均胎仔重之间负相关,且该权衡关系随繁殖时间的变化而改变(Rieger,1996);丽色黄鼠(*Spermophilus saturatus*)出生时后代的质量与胎仔数无关,但出生35d后胎仔数与后代质量呈负相关(Kenagy *et al*.,1989);早成兽豚鼠(*Cavia porcellus*)的胎仔数变化相对较小,但幼体数量与重量的权衡却十分显著,胎仔数与后代质量呈负相关,而其他一些早成啮齿类的胎仔数与后代质量不相关(Kunkele,2000)。

2.2 胎仔数与幼体的生存

啮齿动物的胎仔数与幼体生存的研究结果不尽相同。许多研究发现胎仔数与幼体生存率呈负相关,胎仔数愈大幼体生存率愈低(Hammond & Diamond,1992)。Konig *et al*.(1988)报道小家鼠(*Mus musculus*)中胎仔数为12的幼体至断乳时有11%的死亡,而胎仔数是6的则没有幼体死亡。胎仔数与幼体成活的数量成正比,大胎仔数中最终存活下来的幼体数也多。Morris(1986)在白足鼠(*Peromyscus leucopus*)以及Risch *et al*.(1995)在哥伦比亚黄鼠(*Spermophilus columbianus*)的研究中都支持了该结论,发现胎仔数愈大幼体存活的数量愈多。还有一些研究报道胎仔数对幼体的生存没有直接影响,Boutin *et al*.(1988)报道野生麝鼠(*Ondatra zibethicus*)的胎仔数与幼体的生存率不相关。迄今为止,胎仔数与幼体生存的关系尚无定论。然而,人工调控实验表明不论是鸟类还是哺乳类,增加窝卵数或胎仔数均对后代的生存产生负效应,导致幼体的存活率降低,存活率降低的机制尚未研究清楚(Kogel, 1997; Mappes *et al*., 1995; Humphries & Boutin, 2000)。

2.3 后代的质量与幼体的生存

自然选择在趋向于增加后代数量的同时,必须权衡选择后代的质量,因为后代的质量直接关系到

幼体的生存(Rieger,1996)。尽管有些结果表明后代的质量与幼体的生存无关,例如,北美的红松鼠(*Tamiasciurus hudsonicus*)幼体的体重与幼体的存活率不相关,但后代的质量是决定后代适合度的重要因子,是母体权衡的必需条件(Humphries & Boutin,2000)。因此,后代的质量与繁殖力密切相关,潜在地影响了幼体的生存和适合度(Sikes,1995)。Fleming & Rauscher(1978)认为个体大的白足鼠(*Peromyscus leucopus*)在同类中更强壮更具有支配地位,其繁殖的适合度也更高。他们检测了该鼠在冷水中的耐受性,结果大个体忍受的时间明显比小个体长,表明后代的质量对生存的潜在影响。Cameron(1973)、Krohne(1981)以及 Myers & Master(1983)分别对荒漠林鼠(*Neotoma lepida*)、加州田鼠(*Microtus californicus*)及拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)的研究阐明,幼体的生存与出生和断乳时的平均胎仔重呈正相关;Rieger(1996)也报道洛基山黄鼠亚成体的生存与后代的质量密切相关。因此后代的质量对于个体后来的生长发育及繁殖成功意义重大。在欧鼾(*Clethrionomys glareolus*)的胎仔数调控实验中,Mappes *et al*.(1995)发现在大胎仔数中,幼体的平均胎仔重量要小于小胎仔数,而且断乳时的体重与幼体的发育正相关。该体重差异一直保持到冬季,第二年雌性幼体的生存仍与此相关,但雄性幼体的生存与之无关。然而,在雄性通过竞争获得雌性来繁殖的物种中,雄性的繁殖成功率与体重紧密相连(Rieger,1996)。

3 胎仔数与母体生活史变量

母体的生活史变量与环境因素密切相关,栖息地资源的丰富度及更新速率、捕食者的竞争、病虫害的发生频率等均会影响母体的生活史变量,进而又影响到胎仔数(Morris,1998)。在考虑上述因素作用的基础上,针对胎仔数与母体体重、生存及能量代谢的关系进行下述探讨。

3.1 与母体体重的关系

在种间水平,母体的体重与胎仔数没有直接联系。Millar(1977)在总结研究 100 篇文献的基础上,比较了 14 科 90 种哺乳动物,发现物种间母体体重与胎仔数不相关,母体体重与胎仔数的异速方程也得出了同样的结论。在种内水平,母体体重的变化直接反映了幼体的发育成熟和母体的状况,通常较重的母体产生的胎仔数较多。佛罗里达林鼠(*Neotoma floridana*)、白足鼠(*Peromyscus leulopus*)及白腹食蝗鼠(*Onychomys leucogaster*)的胎仔数与母体体重呈正相关(Hayes *et al*.,1992;Sikes,1998)。特别是冬眠动物的母体体重对胎仔数的影响更为显著,洛基山黄鼠断乳时的胎仔数与醒眠时的母体体重呈显著正相关,母体体重的增加与脂肪的储存紧密相连,而脂肪的储备又为幼体的生长提供了保障(Rieger,1996)。有些物种的胎仔数与母体体重之间的相关系数较低甚至不相关。例如,丽色黄鼠和豚鼠的胎仔数与母体体重不相关(Kenagy *et al*.,1990;Kunkele,2000)。胎仔总重量与母体体重之间存在显著相关关系。例如,洛基山黄鼠胎仔总重与醒眠时的母体体重呈正相关(Hayes *et al*.,1992;Rieger,1996)。平均胎仔重与母体体重的关系则比较复杂,灰背鹿鼠(*Peromyscus polionotus*)和拉布拉多白足鼠(*Peromyscus maniculatus*)的幼体体重与母体体重呈正相关,而尤卡坦鹿鼠(*Peromyscus yucatanicus*)母体体重愈重则产生的后代愈轻(Millar,1985)。有些哺乳动物母体体重与幼体体重不相关,如瑞氏黄鼠(*Spermophilus richardsonii*)和密西根的白足鼠(*Peromyscus rafinesque*)(Michener,1989)。

3.2 与母体生存的关系

母体适合度通过繁殖成功和幼体的生存表现出来,并随母体投资于每个后代能量的增加而增加。如果母体用于繁殖的总能量有限,那么能量投资的增加将导致母体生存率的降低(Sinervo & Doughty,1996)。据此,Williams(1966)提出繁殖代价(cost of reproduction)假说,认为母体当前的繁殖会影响未来母体的生存状况,母体的繁殖是以牺牲其存活率为代价的,他进一步阐述了增加当前的繁殖投资将导致今后母体生存及生育能力的下降。繁殖代价假说已在许多实验中得到证实,鸟类的研究表明窝卵数对母体产卵之后的生存有负面影响,窝卵数大的母体的存活率降低(Daan *et al*.,1996)。Konig *et al*.(1988)在小家鼠的研究中发现,哺育胎仔数多的母体断乳后的体重明显比哺育胎仔数少的母体轻,因此他推测如果母体在未来面临食物短缺或低温胁迫时,其生存可能会受到影响。

然而,许多研究者对繁殖代价假说提出了质疑。Hare & Murie(1992)在人工调控哥伦比亚黄鼠的实验中,没有发现胎仔数影响母体的生存。他们认为至少在短时间内,增加胎仔数的母体与没有调控或胎仔数减少的母体之间未表现出差异。Risch *et al*.(1995)又在该鼠的自然种群和调控种群中发现在下一个繁殖季节存活的母体与死亡的母体在胎仔数上

不存在显著差异，证实母体的生存与胎仔数无关。其他一些调控胎仔数的实验也阐明母体并未表现出生存率降低，胎仔数也未影响母体的生存(Humphries & Boutin，2000)。事实上，当母体面临食物短缺或高密度压力时，胎仔数的增加必然对母体的生存产生负效应(Festa-Bianchet *et al*.，1998)。

3.3　与母体能量代谢的关系

3.3.1　与母体基础代谢率的关系　在个体水平上，有关胎仔数与基础代谢率(BMR)的研究相对较少，多数研究表明两者不相关。Earle & Lavigne(1990)发现在拉布拉多白足鼠的三个种群中母体静止代谢率(RMR)与胎仔数不相关；Derting & McClure(1989)也报道棉鼠(*Sigmondon hidpidus*)母体在胎仔数上的投资与基础代谢率无关；Hayes *et al*.(1992)发现小家鼠基础代谢率与胎仔数、胎仔重及平均胎仔重均不相关。Harvey *et al*.(1991)检测了去除体重的影响后的22项生活史变量，其中包括胎仔数、胎仔重及平均胎仔重等，发现胎仔数是22项中唯一与母体基础代谢率显著相关的变量，但他们认为这种相关只是简单的巧合，不能确定基础代谢率与胎仔数的关系。然而，母体的基础代谢率与幼体的生长率显著相关，支持了McNab(1980)的假说。该假说认为在小型哺乳动物中基础代谢率与生物合成率正相关、更高的生物合成率增加了幼体的生长率。许多研究验证了该模型，发现代谢率与乳汁分泌呈正相关(Mover *et al*.，1989)。Derting & McClure(1989)通过注射甲状腺素增加基础代谢率发现棉鼠的幼体生长率加快，也支持了McNab(1980)的假说。

3.3.2　能量消耗的优化模型　除了基础代谢率，胎仔数也与能量投资的上限有关，随着胎仔数的增加，母体的能量消耗也增大(Gittleman & Thompson，1988)。Mover *et al*.(1989)报道哺乳的麝鼩(*Crocidura russula*)可根据胎仔数将母体维持能增加230%～480%，其间代谢率最高可达6.9倍的BMR、实际的持续最大代谢范围是2～4倍的BMR。Hammond & Diamond(1992)也发现实验鼠(*Mus musculus*)在人工扩大胎仔数后哺乳期代谢率可达7倍BMR，而且自然状态下生产8～10个幼体的母体可以成功哺育14个幼体至断乳。但是对于早成兽豚鼠，人工调控胎仔数没有影响母体的能量消耗(Kunkele，2000)。

繁殖能量的研究一般用线性回归来描述胎仔数与能量消耗的关系，每个后代消耗的线性关系是随胎仔数增加而降低的。然而，如果每个后代的能量需要没有随胎仔数的增加而成比例增加、同时每个后代的可利用资源很少，那么胎仔数与每个后代的能量消耗之间就不能形成简单的线性关系(Sikes，1998)。非线性关系的确立为优化模型的建立提供了理论依据，胎仔数的消耗和收益也体现在最优模型中。一些啮齿类的研究已证实了上述假设，Mover *et al*.(1989)在麝鼩中报道了这种非线性模式；Sikes(1995)也报道了食蝗鼠(*Onychomys leucogaster*)在自然生产胎仔数的情况下，胎仔数与每个后代能量消耗的非线性关系，并由此提出优化模型——单位花费(unit pricing)假说。他认为，母体的最优对策是在后代数量和质量最大化的基础上，减少繁殖能量消耗，根据每个后代的繁殖消耗与胎仔数之间的非线性关系，最优胎仔数就是哺乳期间每个后代能量花费最少的那个胎仔数。

该最优模型定量地预测了随胎仔数变化每个后代的消耗和总能量消耗的变化，为正确理解胎仔数的进化提供了理论基础。该模型最明显的缺点是繁殖消耗和适合度分别用母体的能量需要和后代的体重来代替。由于母体的能量平衡及后代的状态更容易测定，因此研究者通常选择能量需求作为繁殖消耗的量度、选择后代体重作为后代适合度的量度(Sikes & Ylonen，1998)。但由于数据是在短期内取得的，很难真正反映母体的繁殖消耗和适合度。

4　胎仔数研究的未来展望

胎仔数与生活史变量相结合进一步阐明了选择压力的作用，为繁殖进化理论提供了新的见解；反过来，这些新见解又可通过实验的方法来验证。而且，胎仔数与种群的繁殖相关，有关种群暴发的机理尚未研究清楚。因此胎仔数研究的前景已被学者们所关注。然而，由于实验技术和手段的限制，在许多方面还需深入探讨。第三代胎仔数对于验证亲代的繁殖成功至关重要，在野外条件下这类资料很难获得，甚至在半自然状态下都困难重重，必须要高度准确地判断胎仔数和亲代之间的亲缘关系，才能确认胎仔数各代之间的关系。最近分子生物学技术的迅猛发展为亲缘关系的确认开辟了新的道路，为胎仔数的研究提供了新途径；此外，母体间的个体差异导致幼体生长发育的不同，使调控胎仔数与自然胎仔数的后代产生偏差，这种偏差尚未研究清楚。目前，一些实验已经初步证明通过医学手段在子宫中调控胎仔数的方法可以避免上述的偏差(Sinervo & Doughty，1996)。在未来的研究中，更多先进技术手

段与方法的交叉运用,必然使胎仔数理论发展得日趋完善。

参考文献:

Boutin S, Moses R A, Caley M J. 1988. The relationship between juvenile survival and litter size in wild muskrats (*Ondatra zibethicus*) [J]. *J. Anim. Ecol.*, **57**: 455-462.

Cameron G N. 1973. Effect of litter size on postnatal growth and survivalin the desert woodrat [J]. *J. Mammal.*, **54**: 489-493.

Daan S, Deerenberg C, Dijkstra C. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel [J]. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 539-544.

Derting T L, McClure P A. 1989. Intraspecific variation in metabolic rate and its relationship with productivity in the cotton rat, *Sigmodon hispidus* [J]. *J. Mammal.*, **70**: 520-531.

Earle M, Lavigne D M. 1990. Intraspecific variation in body size, metabolic rate and reproduction of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) [J]. *Can. J. Zool.*, **68**: 381-388.

Festa-Bianchet M, Gaillard J M, Jorgerson J T. 1998. Mass and density-dependant reproductive success and reproductive costs in a capital breeder [J]. *Am. Nat.*, **152** (3): 367-379.

Fleming T H, Rauscher R J. 1978. On the evolution of litter size in *Peromyscus leucopus* [J]. *Evolution*, **32**: 45-55.

Gittleman J L, Thompson S D. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction [J]. *Am. Zool.*, **28**: 863-875.

Hammond K A, Diamond J M. 1992. An experimental test for a ceiling on sustained metabolic rate in lactating mice [J]. *Physiol. Zool.*, **65** (5): 952-977.

Hare J F, Murie J O. 1992. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground squirrels [J]. *J. Mammal.*, **73**: 449-454.

Harvey P H, Pagel M D, Reces J A. 1991. Mammalian metabolism and life histories [J]. *Am. Nat.*, 137.

Hayes J P, Garland T Jr, Dohm M R. 1992. Individual variation in metabolism and reproduction of *Mus*: Are energetics and life history linked [J]. *Funct. Ecol.*, **6**: 5-14.

Humphries M M, Boutin S. 2000. The determinants of optimal litter size in free-ranging red squirrels [J]. *Ecology*, **81**: 2867-2877.

Jackson S, Diamond J. 1995. Ontogenetic development of gut function, growth, and metabolism in a wild bird, the Red Jungle Fowl [J]. *Am. J. Physiol.*, **269**: R1163-R1173.

Kenagy G J, Stevenson R D, Masman D. 1989. Energy requirements for lactation and postnatal growth in captive golden-mantled ground squirrels [J]. *Physiol. Zool.*, **62**: 470-487.

Kenagy G J, Masman D, Sharbaugh S M, *et al*. 1990. Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free-living golden-mantled ground squirrels [J]. *J. Anim. Ecol.*, **59**: 73-88.

Kogel C H de. 1997. Long-term effects of brood size manipulation on morphological development and sex-specific mortality of offspring [J]. *J. Anim. Ecol.*, **66**: 167-178.

Konig B, Riester J, Markl H. 1988. Maternal care in house mice (*Mus musculus*): Ⅱ. The energy cost of lactation as a function of litter size [J]. *J. Zool.*, **216**: 195-210.

Krohne D T. 1981. Intraspecific litter size variation in *Microtus californicus*: Variation within populations [J]. *J. Mammal.*, **62**: 29-40.

Kunkele J. 2000. Effects of litter size on the energetics of reproduction in a highly precocial rodent, the guinea pig [J]. *J. Mammal.*, **81** (3): 691-700.

Lack D. 1947. The significance of clutch size [J]. *Ibis*, **89**: 309-352 & **90**: 25-45.

Mappes T, Koskela E, Ylonen H. 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole [J]. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **261**: 19-24.

McNab B K. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals [J]. *Am. Nat.*, **116**: 106-124.

Michener G R. 1989. Reproductive effort during gestation and lactation by Richardson's ground squirrels [J]. *Oecologia*, **78**: 77-86.

Millar J S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction [J]. *Evolution*, **31**: 370-386.

Millar J S. 1985. Life cycle characteristics of *Peromyscus maniculatus nebrascensis* [J]. *Can. J. Zool.*, **63**: 1280-1284.

Morris D W. 1986. Proximate and ultimate controls on life-history variation: The evolution of litter size in white-footed mice *Peromysus leucopus* [J]. *Evolution*, **40**: 169-181.

Morris D W. 1996. State-dependent life histories, Mountford's hypothesis, and the evolution of brood size [J]. *J. Anim. Ecol.*, **65**: 43-51.

Morris D W. 1998. State-dependent optimization of litter size [J]. *Oikos*, **83**: 518-528.

Mover H, Ar A, Hellwing S. 1989. Energetics cost of lactation with and without simultaneous pregnancy in the white-toothed shrew *Crocidura rusulla monacha* [J]. *Physiol. Zool.*, **62**: 919-936.

Myers P, Master L L. 1983. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise [J]. *J. Mammal.*, **64**: 1-18.

Rieger J F. 1996. Body size, litter size, timing of reproduction, and juvenile survival in the Uinta ground squirrel, *Spermophilus armatus* [J]. *Oecologia*, **107**: 463-468.

Risch T S, Dobson F S, Murie J O. 1995. Is mean litter size the most productive? A test in Columbian ground squirrels [J]. *Ecology*, **76**: 1643-1654.

Sikes R S. 1995. Costs of lactation and optimal litter size in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) [J]. *J. Mammal.*, **76** (2): 348-357.

Sikes R S. 1998. Tradeoffs between quality of offspring and litter size: differences do not persist into adulthood [J]. *J. Mammal.*, **79** (4): 1143-1151.

Sikes R S, Ylonen H. 1998. Considerations of optimal litter size in mammals [J]. *Oikos*, **83**: 452-465.

Sinervo B, Doughty P. 1996. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: Experimental, maternal and quantitative genetic aspects [J]. *Evolution*, **50** (3): 1314-1327.

Williams G C. 1966. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle [J]. *Am. Nat.*, **100**: 687-690.

Wu S B, Chen H, Cai X Q. 2000. Preliminary study on the population structures and reproductive habit in wild boar (*Sus scrofa*) in Dawuling Natural Reserve [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **20** (2): 151-156. [吴诗宝, 陈 海, 蔡显强. 2000. 大雾岭保护区野猪种群数量、结构及繁殖习性的初步研究. 兽类学报, **20** (2): 151-156.]

Zhao T B, Liu H, Zhang Z B, *et al*. 2000. Investigation of reproductive habits of *Rhombomys opimus* population from Tenggenaoer, Damaoqi of Inner Mongolia [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **20** (4): 313-317. [赵天飙, 刘 赫, 张忠兵, 等. 2000. 内蒙古达茂旗腾格淖尔地区大沙鼠种群繁殖习性的调查. 兽类学报, **20** (4): 313-317.]